УДК 591.512

А. М. Лозан

ОРИЕНТАЦИЯ ДИКОГО КАБАНА К ПОЛОЖИТЕЛЬНЫМ СТИМУЛАМ НА СРЕДНЕМ И ДАЛЬНЕМ РАССТОЯНИХ

Большинство работ по ориентации наземных млекопитающих касаются начального и конечного этапов, в то время как детали самого ориентационного процесса остаются нераскрытыми. В данной работе мы рассматриваем протекание ориентационных реакций дикого кабана на положительные стимулы (следование за человеком и возвращение к дому) на среднем и дальнем расстояниях при отсутствии непосредственной сигнальной связи с ними.

Материал и методика. Опыты проводили на территории заповедника «Кодры» (Молдавская ССР) в 1976—1978 гг. с тремя прирученными взрослыми животными. В основе проведенных двух серий опытов лежат хорошо выраженные у дикого кабана рефлекс следования и хоминг.

В первой серии опытов (22 повторности) использовано стремление животного поддерживать определенное расстояние (не более 200 м) от объекта следования, главным образом, на основе восприятия звуков шагов человека и других акустических сигналов. При максимальном отдалении свиньи экспериментатор (он же и стимул, мотивирующий ориентационное поведение особи) укрывался (затаивался) за деревьями и наблюдал поведение животного с момента прекращения сигналов от стимула.

Во второй серии опытов (6 повторностей) животное вывозили в закрытой машине на расстояние порядка 10 км от вольеры в незнакомую для него местность. Во время перевозки животное было практически изолировано от ландшафтно-биотопических ориентиров. Принимая во внимание расстояние, топографическое размещение вольеры и условия распространения запахов при безветрии в лесу, мы предполагаем отсутствие у животного какой-либо акустической, зрительной или ольфакторной связи с «домом». В целях предотвращения помех, связанных с рефлексом следования, за животным наблюдали два индифферентных для него лица. Один из наблюдателей регистрировал характер передвижения и двигательную активность животного на разных этапах пути. Другой тщательно изучал пути передвижения животного по следам на снегу. Сопоставление этих данных с визуальным наблюдением позволило воссоздать картину ориентационного поведения дикого кабана в хоминге. Передвижения животных регистрировались схематически и с помощью кино- и фотосъемки.

Обсуждение результатов. Анализ проведенных опытов показывает, что у дикого кабана ориентация определена совокупной функцией нескольких или даже всех анализаторов, но в разных ситуациях доминирует один из них.

В первой серии опытов уже через 10—15 сек. после прекращения сигналов от стимула у животного возникает ориентировочная реакция — обнаружение отсутствия объекта исследования (рис. 1. *I*). Животное останавливается в напряженной позе, настраивает сенсорные органы. В таком положении свинья находится от 5—6 до 10 сек, пока не «убедится» в устойчивом прекращении акустических сигналов. В случае

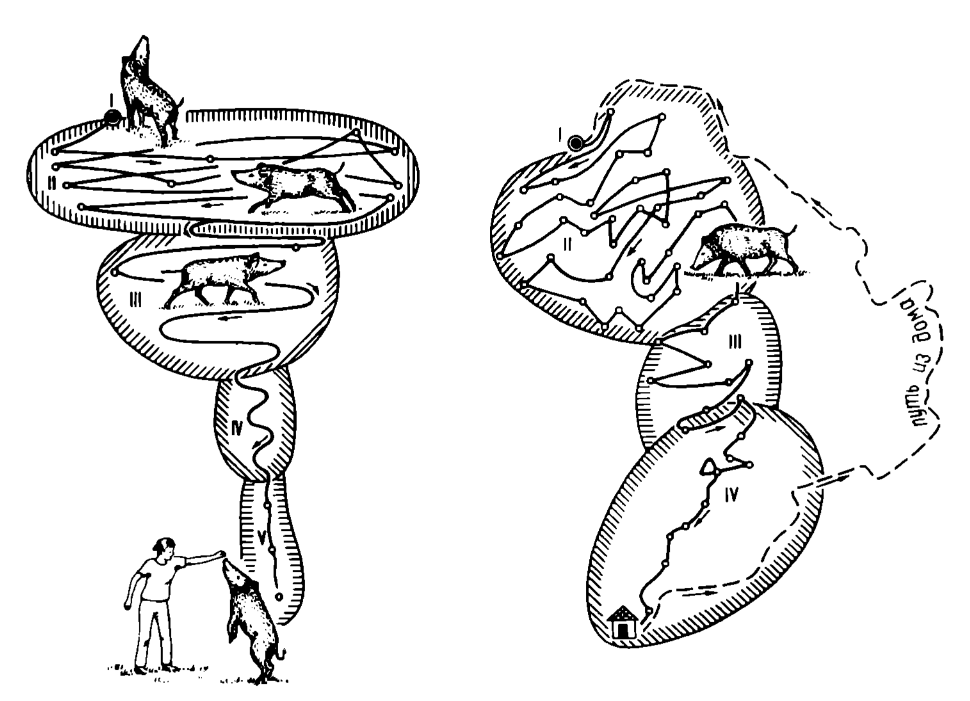


Рис. 1. Процесс ориентации дикого кабана к положительному стимулу (человеку) на среднем расстоянии:

I — начало ориентации; *II* — зона больших клинокинезов; *III* — зона малых клинокинезов; *IV* — зона клинотаксиса; *V* — зона прямого движения к стимулу.

Рис. 2. Ориентация дикого кабана в хоминге с дальнего расстояния:

I — начало ориентации; *II* — зона больших клинокинезов; *III* — зона малых клинокинезов; *IV* — зона знакомых ориентиров.

возобновления экспериментатором своего пути, свинья успокаивается и продолжает прерванную деятельность. Установив отсутствие связей, животное, как правило, издает тревожный звуковой сигнал и начинает поиск стимула.

При первой фазе поисков животное описывает клинокинетические петли большой амплитуды (15—20 м) и высокой частоты (рис. 1, *II*), имеющие в основном перпендикулярное направление к источнику мотивации. При этом животное постепенно приближается к стимулу, пока не получит специфическую информацию по какому-либо сенсорному каналу. Представляется, что оно определяет местонахождение человека, запоминая направление последних сигналов. Следовательно, клинокинетические движения служат для поиска сигналов, исходящих от стимула.

На этой фазе животное легко сбивается с пути, реагируя на посторонние звуки: стук топора в лесу, отдаленные голоса людей и др. Однако, определив ошибку, каждый раз возвращается к прерванной поисковой деятельности. Во время клинокинезов животное, находясь в состоянии тревоги, иногда пускается в энергичный галоп с поднятой головой и широко открытыми ноздрями. В конце каждого клина оно останавливается на несколько секунд, как бы корректируя направление с помощью дистантных анализаторов. В первой фазе свинья проходит 15—25% всего расстояния до человека, т. е. по прямой в среднем около 20 м.

Доминантный сенсорный орган — обонятельный, и вся деятельность свиньи направлена на получение в первую очередь ольфакторной информации.

Вторая фаза ориентационного поведения характеризуется весьма резким сокращением амплитуды клиньев и уменьшением частоты клинокинетических движений. На этой фазе животное проходит 20—30% расстояния (по прямой около 28 м). Амплитуда клиньев в среднем достигает 5—7 м, как и в предыдущей фазе (рис. 1, *III*) клины перпендикулярны линии, соединяющей животное со стимулом. Мы полагаем, что изменение характера клинокинетических движений обусловлено тем, что свинья вошла в зону поступления ольфакторных сигналов от стимула. Постепенное усиление запаха становится для животного индикатором верного направления и обусловливает уменьшение амплитуды клиньев в результате более частой корректировки направления. Об этом свидетельствуют опыты в ветреную погоду. При нахождении стимула с наветренной стороны животное направлялось прямо к цели, практически обходясь без клинокинезов. В противоположном случае оно долго и малорезультативно искало, повторяя ненаправленные (хаотические) клинокинезы через определенные интервалы времени и в разных местах.

Активность возбуждения животного явно снижается во второй фазе, скорость передвижения уменьшается, оно бежит рысью. Движения становятся все более «целенаправленными», животное почти не реагирует на помехи и случайные звуковые сигналы. Ольфакторный экстерорецептор остается доминирующим.

Третья фаза поисков (рис. 1. *IV*) характеризуется спокойным и более уверенным передвижением животного, его путь представляет извилистую линию с амплитудой 2—1,5 м, напоминающий скорее клинотаксис (Хайнд, 1975). Перемещение к стимулу на этой фазе занимает около 1,5% (по прямой около 12 м). Войдя в зону, богатую специфическими запахами, животное стремится получить многоканальную информацию о местонахождении стимула с помощью зрительных и акустических рецепторов.

С момента зрительного обнаружения стимула начинается четвертая фаза ориентационного поведения (рис. 1, *V*). Животное медленно, осторожно, с частыми остановками направляется к человеку по прямой (весь путь около 10 м), издавая короткие позывные звуки. Отсутствие ответных сигналов от человека усиливает настороженность и напряжение животного, хотя и не влияет на направление движения.

Окончательная идентификация стимула завершается тактильным взаимодействием, после чего животное успокаивается и переходит к другому виду активности.

Вторая серия опытов ставилась с целью выяснения ориентационного поведения при возвращении к дому с расстояния 8—10 км. Есть основание полагать, что дикий кабан способен достаточно верно определять свое местонахождение, общее направление к дому и примерное расстояние. Вопрос об определении своего места нахождения представляет особый интерес (Кистяковский и др., 1970), однако для наземных млекопитающих остается еще не выясненным.

Несмотря на то, что животное определяет общее направление к дому, оно идет к цели не наиболее коротким прямым путем, а описывает сложную траекторию, корректируя направление движения.

После выпуска из машины животное, как бы оценивая обстановку, начинает хаотические передвижения на небольшом расстоянии. Затем приступает к описанию зигзагов, как и в предыдущих опытах, напоминающих своеобразный клинокинез, состоящий из больших клиньев, амплитудой от 50 до 200 м (рис. 2, *II*). В свою очередь, большие клинья состоят из малых, длиной в среднем около 10 м. Общее расстояние по

прямой, пройденное животным посредством больших клиньев, составляет около 8 км, число клиньев колеблется от 9 до 12.

Двигаясь по большим клиньям, свинья бежит обычно рысью с опущенным рылом, почти все время касаясь пятачком поверхности почвы. Следует полагать, что с помощью ольфакторного и тактильного экстерорецепторов животное собирает информацию с надпочвенного слоя. Вероятно, это связано с тем, что большинство доступных для дикого кабана в природной среде химических сигналов накапливаются и длительно сохраняются именно в верхнем слое почвы и лиственной подстилке.

Пробежки чередуются с частыми остановками, во время которых животное поднимает голову, вслушивается, иногда издает тревожный сигнал, после чего возобновляет бег, обычно в другом направлении. Очевидно, во время каждой остановки, предшествующей смене направления, происходит переоценка ситуации вследствие расхождения данных сенсорной информации с вектором движения. Чаще всего наблюдались небольшие коррекции под углом 25—30°, и лишь достигнут определенной величины клина, животное поворачивало обратно.

В следующем этапе ориентационного поведения животное совершает клинокинетические движения со сравнительно малыми амплитудами клиньев, достигающими 30—20 м, а в конечном итоге и менее 10 м (рис. 2, *III*). Оно чаще корректирует направление движения и, тем самым, сокращет амплитуду поискового пути. Общее расстояние, пройденное на этом этапе равно 2—2,5 км. Животное становится более спокойным, уверенным, меньше контактирует пятачком с поверхностью почвы, чаще останавливается, вслушивается и осматривается. Наблюдается частая смена сенсорных доминантов. По-нашему мнению, изменение ориентировочного поведения на этом этапе связано с заходом животного в зону леса со знакомыми ему запахами, а возможно и с другими ориентирами (особенности растительности, рельефа, почвы).

В зоне, где ранее животное неоднократно бывало, на расстоянии 3—3,5 км от дома, его ориентировочная деятельность начинает затухать (рис. 2, *IV*). Животное отклоняется от общего направления пути к знакомым купалкам, поваленным стволам или трухлявым пенькам, к богатым кормом участкам. Ориентационно-исследовательское поведение заменяется трофическим и комфортным, а также мечением территории. Животное входит в обычный жизненный ритм и весь оставшийся путь использует для поиска кормов.

Таким образом, процесс ориентации у дикого кабана начинается с поиска, в основном, одноканальной информации на большой территории и сужается до узкой зоны при поступлении богатой многоканальной информации. На незнакомой территории имеет место сбор химической информации, главным образом, с поверхности почвы, а на знакомой — из воздуха. Частые остановки во время ориентационного процесса используются свиньями для переоценки ситуации и корректировки направления движения.

Следовательно, ориентация дикого кабана в пространстве представляет собой сложный процесс, осуществляющийся на основе его способности определять место в пространстве, наследственно закрепленных поведенческих реакций (клинокинезы, клинотаксисы), а так же условнорефлекторной и элементарной рассудочной деятельности. Выявленная нами схема ориентационного процесса вполне согласуется с разработанной Б. М. Бельковичем и Н. А. Дубровским (1976) моделью ориентации водных млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

Белькович В. М., Дубровский Н. А. Сенсорные основы ориентации китообразных.— М. : Наука, 1976.— 204 с.
Ильичев В. Д., Вилкс Е. К. Пространственная ориентация птиц. — М. : Наука, 1978.— 285 с.
Кистяковский А.Б., Сморгоржевский Л. А., Луцюк О. Б. Системы ориентации птиц.— В кн.: Пространственная ориентация животных.— М. : Изд-во Москов. ун-та, 1970, с. 19—29.
Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих.— В кн.: Успехи современной териологии.— М. : Наука, 1977, с. 98—110.
Хайнд Р. Поведение животных.— М. : Мир, 1975.— 855 с.

Институт зоологии и физиологии
АН МССР

Поступила в редакцию
11.III 1979 г.

УДК 591.526:591.551

Н. Н. Граков

РАЗНОВОЗРАСТНОЕ СПАРИВАНИЕ КАК МЕХАНИЗМ РЕГУЛИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Давно подмечена связь соотношения особей разных полов в потомстве с возрастом родителей. При этом считают, что определяющее влияние на пол потомства оказывает возраст самок. Однако весьма существенен также и возраст самцов. Так, по данным Н. В. Граковой (1974), наибольшее количество самцов американских норок бывает у однолетних самок и четырехлетних самцов (65,35±5,4%) и у четырехлетних самок и двухлетних самцов (56,67±6,4%). Наоборот, в пометах, полученных от спаривания четырехлетних самок с однолетними самцами, преобладали самки (60,67±8,5%). Похожая зависимость обнаружена у серебристо-черной лисицы (Жегалов, 1950), голубого песца (Ивантер, 1962) и лося (Язан, 1972).

Это явление, по-видимому, имеет определенное значение как механизм регулирования соотношения полов в популяциях. Однако Б. С. Кубанцев (1970) высказал мнение, что в естественной среде в условиях свободного скрещивания возрастной состав родителей оказывает весьма ограниченное влияние на половой состав потомства. Вместе с тем у ряда видов, по нашему мнению, благодаря особенностям пространственного размещения разновозрастных самцов и самок происходит далеко не случайное, а строго закономерное формирование брачных пар и групп, обеспечивающее спаривание разновозрастных особей. А. М. Чельцов-Бебутов (1965) обнаружил у тетерева такие особенности поведения на токах, которые приводят к спариванию разновозрастных особей. Он называет это явление «возрастным кроссом» и считает, что оно обеспечивает высокую жизненность потомства. Возрастной кросс описал для лося Ю. П. Язан (1972) и дал ему такое же толкование. Ряд факторов позволяет по-новому оценить биологическое значение возрастного кросса для формирования полового состава популяции и связанного с ним регулирования численности. Например, у оленей и лосей возрастной кросс обеспечивается тем, что сильные взрослые быки исключают из размножения молодых (Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961). Сходное явление отмечено в популяции печорских лосей (Язан, 1972), что, видимо, должно приводить к преобладанию самцов среди телят. Такое положение присуще популяциям с высокой плотностью